Zeitschrift: Bulletin de la Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles
Herausgeber: Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles
Band: 104 (1981)

Artikel: Contribution à l'étude de la biologie du développement des Polystomes (Monogenea) parasites d'Amphibiens anoures de basse Côte-d'Ivoire
Autor: Murith, Danièle
DOI: https://doi.org/10.5169/seals-89159

Nutzungsbedingungen
Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation
L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use
The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 14.12.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE LA BIOLOGIE DU DÉVELOPPEMENT DES POLYSTOMES (MONOGENEA) PARASITES D'AMPHIBIENS ANOURES DE BASSE CÔTE-D'IVOIRE[1]

par

DANIÈLE MURITH

AVEC 13 FIGURES ET 3 TABLEAUX

SOMMAIRE

I. INTRODUCTION 6
Abréviations 6

II. MATÉRIEL ET MÉTHODES 7

III. OBSERVATION DES CYCLES DANS LA NATURE 7

A. Biologie des hôtes
Ptychadena longirostris (Peters, 1870) 8
Ptychadena masc. bibroni (Hallowell, 1844) 9
Hylarana sp. 10

B. Cycles parasitaires
Metapolystoma cachani (Gallien, 1956) 10
Polystoma togoensis Bourgat, 1977 19
Polystoma perreti Maeder, 1973 20

IV. REPRODUCTION DES CYCLES OBSERVÉS DANS LA NATURE 21
Metapolystoma cachani (Gallien, 1956) 22
Polystoma togoensis Bourgat, 1977 27

V. CONFRONTATION DES RÉSULTATS ET DISCUSSION 28

Remerciements 31

Summary 31

BIBLIOGRAPHIE 32

[1] Travail exécuté avec l'aide du Fonds national suisse de la recherche scientifique et faisant partie de la thèse de l'auteur.

I. INTRODUCTION

Les Polystomes d'Amphibiens (Polystomatidae) font partie des rares Monogènes parasites de Vertébrés terrestres. Leur biologie en zone tempérée est maintenant bien connue, notamment grâce aux travaux de GALLIEN (1935), PAUL (1938), STUNKARD (1959) et COMBES (1967 et 1968).

Par contre, nous ne possédons encore que des flashes d'information sur les cycles saisonniers des Polystomes tropicaux. En Afrique de l'Ouest, ces premiers renseignements proviennent du Togo (COMBES et *al.* 1973, 1976 ; SALAMI-CADOUX 1975, 1978 ; BOURGAT et *al.* 1976), du Cameroun (DUPOUY et *al.* 1977) et de la RCI (MAEDER 1973 ; MURITH et *al.* 1977 ; MURITH 1979).

D'emblée, les travaux de MAEDER ont montré que les espèces africaines se singularisent par la fréquence des formes dites néoténiques.

Une étude approfondie de la biologie des Polystomes a été poursuivie pendant trois ans en RCI, afin de compléter les connaissances sur les cycles des espèces inféodées à la zone guinéenne. Pour ce faire, il a fallu une enquête minutieuse sur l'étho-écologie des hôtes, une observation constante des cycles dans la nature et leur reproduction au laboratoire.

Les trois espèces choisies pour illustrer les résultats sont de types morphologiques bien distincts. La confrontation des cycles devrait permettre d'analyser l'influence de l'hôte-milieu sur le parasite, de préciser les mécanismes du choix du mode de reproduction et de transmission des Polystomes et de prévoir certaines recherches sur la nature exacte des relations hôte-parasite.

Abréviations

Ad: adulte
COS: côté opposé au spiracle
CS: côté du spiracle
L: larve
Lcl: larve à croissance lente
Lg: larve gyrodactyloïde
Lr: larve rénale
M: méta-néoténique
m: têtard en métamorphose
N: néoténique
Nj: néoténique juvénile
No: néoténique ovigère
Om-I: oncomiracidium issu d'adulte vésical
Om-II: oncomiracidium issu de néoténique
RCI: République de Côte-d'Ivoire
T: têtard
Vés: larve vésicale
Vj: individu vésical juvénile
Vo: individu vésical ovigère
$\bar{X}$: moyenne arithmétique

II. MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les Polystomes choisis pour cette étude sont *Metapolystoma cachani* (Gallien, 1956), *Polystoma togoensis* Bourgat, 1977 et *Polystoma perreti* Maeder, 1973, dont les hôtes respectifs sont *Ptychadena longirostris* (Peters), *Ptychadena mascareniensis bibroni* (Hallowell) et *Hylarana* sp. (*H. albolabris* (Hallowell) auct.).

Les caractéristiques biogéographiques de la zone prospectée (la forêt dense sempervirente du sud ivoirien) et la liste complète du matériel récolté apparaissent dans la partie systématique de ce travail (MURITH 1981).

Les déterminations d'hôtes ont été contrôlées au Muséum de Genève, où tout le matériel est déposé (hôtes et parasites).

Les méthodes ayant trait à la capture, à l'élevage des Amphibiens, à la manipulation des parasites figurent également dans le premier volet de ce rapport. Les quelques nouveautés apportées aux méthodes classiques de travail sont:

— la congélation rapide des Amphibiens avant la dissection, afin de prélever le parasite vivant;

— le dépôt des corbeilles branchiales en cristallisoir et leur observation sous binoculaire en lumière transmise, pour un total déparasitage;

— l'utilisation d'ampoules à décantation pour la recherche des œufs de Polystomes dans les eaux d'élevage.

III. OBSERVATION DES CYCLES DANS LA NATURE

Les trois espèces de parasites étudiées ici sont hébergées par des Ranidae, les autres Anoures n'ayant fourni que de rares Polystomes. La parenté des hôtes présente un avantage en biologie comparée: la diversité des modes de reproduction des Vers dépendra de l'écologie des hôtes et non de leur taxonomie.

Du point de vue parasitologique, les Amphibiens sont à classer en deux groupes: l'un réunit les espèces hydrophiles, aquatiques pendant toute l'année, l'autre les espèces plus terricoles qui ne se rendent à l'eau qu'en période de reproduction (COMBES 1974).

Ceux pris en considération dans ce travail appartiennent à la seconde catégorie. Le mode de vie de leurs parasites va fortement dépendre de la fréquence de leurs passages dans les mares. Une connaissance précise de leur étho-écologie est nécessaire pour une approche de la biologie des parasites.

A. Biologie des hôtes

Ptychadena longirostris, Ptychadena mascareniensis bibroni et *Hylarana* sp. sont trois espèces sylvicoles. Le nombre d'individus récoltés au cours de deux années hydriquement distinctes (1975 et 1977) est rapporté aux données climatiques mensuelles afin de mettre en évidence une éventuelle relation entre la pluviométrie et l'activité des trois Amphibiens (fig. 1).

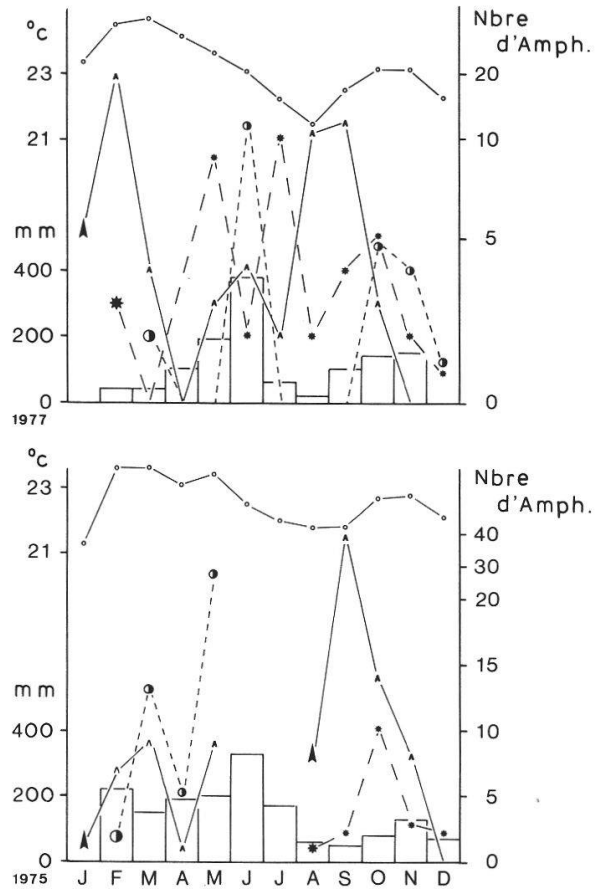


Fig. 1. Nombre d'Amphibiens adultes récoltés pendant les années 1975 et 1977, comparé aux moyennes mensuelles des millimètres de pluie et des températures nocturnes. ▲ *P. longirostris,* ✱ *P. masc. bibroni* et ◑ *Hylarana* sp.

Ptychadena longirostris (Peters, 1870)

Cette *Ptychadena,* qui peut atteindre une taille de 60 mm, est signalée comme une espèce rare de la forêt dense primaire ou secondaire ivoirienne. Très caractéristiques, les 280 exemplaires adultes ou subadultes récoltés appartiennent sans conteste à l'espèce *longirostris.* L'identification des têtards, plus malaisée, a été contrôlée sur lots témoins gardés jusqu'à métamorphose.[1]

Les prélèvements systématiques effectués de 1974 à 1978 font apparaître deux à trois périodes annuelles de reproduction, concentrées sur les mois les plus secs (fig. 1). Cette singularité peut avoir deux origines:

— une ancienne adaptation savanicole;

— une compétition interspécifique.

Plusieurs critères nous font opter pour la seconde hypothèse.

[1] Le têtard de *P. longirostris* n'est pas encore décrit.

La morphologie de *P. longirostris* est caractéristique des espèces forestières (peau fine, palmure pédieuse totale).

Ses mœurs sont discrètes et semblent s'être modifiées sous l'influence des espèces sympatriques plus à l'aise dans le biotope forestier: *P. longirostris* ne fait que de brefs passages dans les mares et toujours fort tard dans la nuit, lorsque les autres espèces les ont abandonnées. L'appel du mâle est faible pour le genre et ne réunit que des couples épars.

Les biotopes choisis pour le dépôt des pontes sont à ciel ouvert: flaques d'ornières de pistes ou modestes points d'eau de clairières. Ces lieux surchauffés favorisent le rapide développement des têtards, mais une trop forte évaporation peut aussi condamner les pontes.

Le processus exact qui a mené *P. longirostris* a acquérir des habitudes si peu hydrophiles est difficile à suivre, mais le comportement de l'hôte a certainement une grande influence sur l'évolution du Polystome qui lui est inféodé.

Ptychadena mascareniensis bibroni (Hallowell, 1844)[1]

Cet Amphibien migrateur, d'une taille ne dépassant guère les 55 mm, se rencontre dans les blocs forestiers centre et ouest-africains. Sa détermination est relativement aisée, grâce à la courte palmure pédieuse et aux sacs vocaux supères. Le têtard est également décrit (LAMOTTE et *al.* 1961).

Les deux périodes de reproduction annuelles sont étalées sur plusieurs semaines, permettant la croissance simultanée de têtards d'âges différents (fig. 1). *P. bibroni* entre en activité sous l'effet des pluies, cependant la migration débute avant la complète mise en eau des sols. Cette sensibilité au climat permet de profiter des mares au maximum.

Cette qualité étonne de la part d'un Amphibien forestier, de même que d'autres critères.

La morphologie de *P. bibroni* présente des caractères hybrides, sylvicoles et savanicoles.

Les mœurs de cette *Ptychadena* sont proches de celles de *P. longirostris*. On retrouve la même discrétion dans le comportement reproducteur et ses sorties nocturnes encore plus tardives lui permettraient de profiter des rosées (LAMOTTE 1967).

Les biotopes préférentiels de ponte occupent des sites exposés: farmbush et sables du littoral. Les mares surchauffées assurent un développement accéléré des têtards, mais sont sujettes à une dangereuse évaporation et infiltration.

Ces caractères inhabituels chez des Amphibiens forestiers dévoileraient une ancienne adaptation savanicole: *P. bibroni* fait partie du groupe *mascareniensis* dont les autres représentants sont savanicoles.

On peut s'attendre à trouver chez le Polystome des signes d'adaptation parallèle à cette niche particulière.

[1] Anciennement *P. hylaea* Schmidt et Inger (PERRET 1979).

Hylarana sp.

Les *Hylarana* récoltées jusqu'à présent en Afrique de l'Ouest se classaient avec les *Hylarana albolabris* (Hallowell, 1856) du bloc forestier centrafricain. Mais les herpétologistes reconnaissent actuellement l'existence d'une espèce occidentale originale, qui reste à décrire (PERRET 1977).

Ce Ranidae, d'une taille de 60 à 80 mm, adapté à une vie arboricole vu ses disques scansoriels, se déplace fréquemment à terre. Ses têtards à robe « léopard » sont facilement identifiables.

Son activité reproductrice est en corrélation directe avec les pluies (fig. 1). On compte quatre saisons de reproduction, et les pontes échelonnées maintiennent une grande diversité d'âge parmi les jeunes populations.

Bien que faible, l'appel des mâles rassemble bon nombre d'adultes autour des lieux de reproduction, les mares ombragées de forêt dense, où les têtards à développement lent évoluent presque toute l'année.

La morphologie, les mœurs et le biotope d'*Hylarana* sp. en font une espèce typiquement forestière, offrant des conditions de vie optimales au Polystome.

B. Cycles parasitaires

L'observation de la biologie des hôtes des trois exemples choisis montre que ces trois Amphibiens occupent en forêt des niches écologiques séparées et bien différentes. *Hylarana* sp. est le type même de l'Amphibien sylvicole. Comparativement, on remarque que l'hydrophilie et l'ombrophilie diminuent chez *Ptychadena bibroni* et deviennent quasiment nulles chez *Ptychadena longirostris*. On peut admettre que les trois exemples représentent des étapes dans la diffusion des Amphibiens vers les biotopes les plus secs. Il s'agit maintenant d'analyser les conséquences sur le déroulement des cycles des Polystomes.

Metapolystoma cachani (Gallien, 1956)

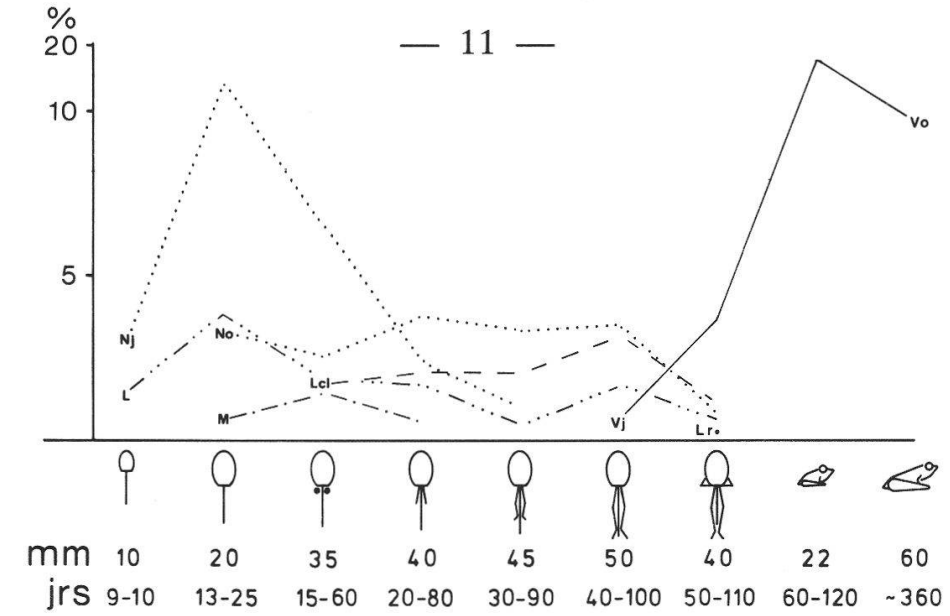
Le parasite de *Ptychadena longirostris* est un modèle intéressant à étudier, car il cumule à lui seul les trois modes de reproduction connus chez les Polystomatidae (MURITH et *al.* 1977):

— le cycle néoténique: la forme mature, ovipare, vit sur les branchies du têtard et expulse ses œufs dans le milieu aquatique;

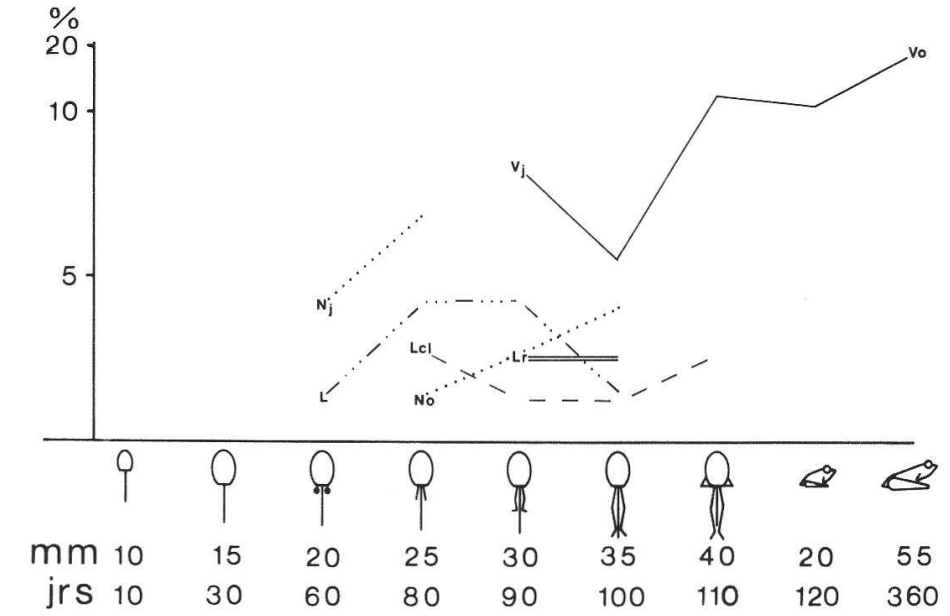
— le cycle vésical: la forme mature, ovipare, vit dans la vessie de l'hôte adulte et expulse ses œufs dans le milieu aquatique;

— le cycle interne: la forme mature, fixée dans la vessie de l'hôte adulte, devient ovovivipare. Les larves éclosent « in situ » et se fixent immédiatement à côté des parents, et la reproduction se fait sans l'intervention du milieu aquatique.

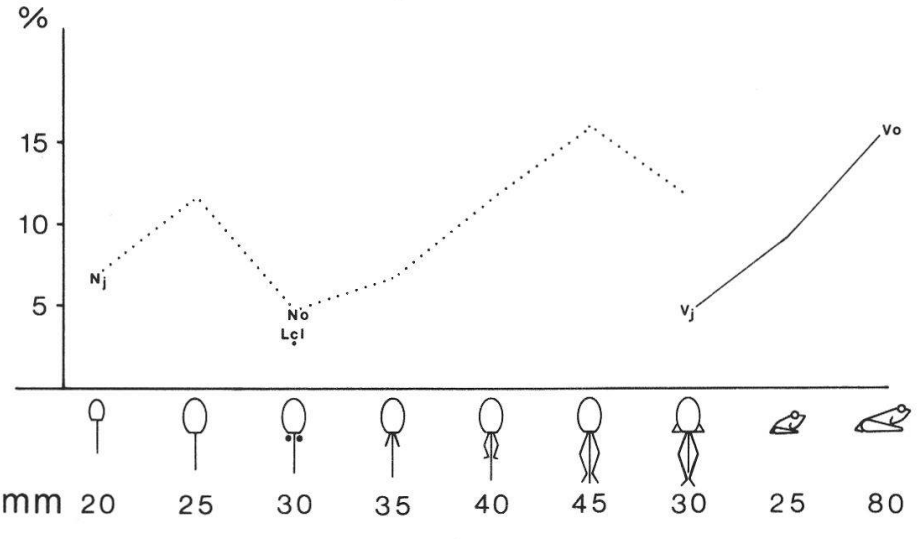
Le cycle biologique complet de *Metapolystoma cachani*, décrit ci-après, est illustré par les figures 2 et 3.



a



b



c

Fig. 2. Répartition des Polystomes sur des têtards naturellement infestés, en % du nombre total de parasites et en fonction de l'état de développement des hôtes à la dissection.
a) *M. cachani* b) *P. togoensis* c) *P. perreti*

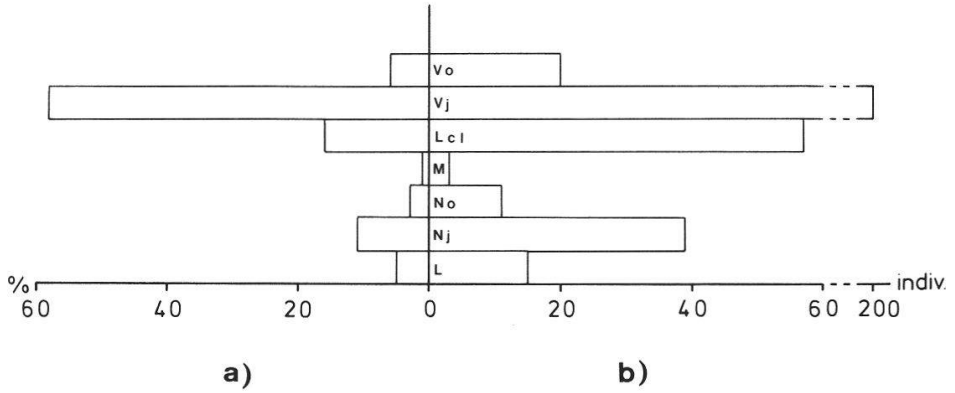


Fig. 3. Répartition des différents stades évolutifs de *M. cachani* dans une population naturelle : a) en % du nombre total de parasites et b) en fonction du nombre de cas de parasitisme chez l'hôte, ramené à 100 hôtes.

La figure 2*a* représente l'épidémiologie de *M. cachani* et la figure 3, la pyramide des populations en RCI, rapportée à 100 Vers récoltés (3*a*) et 100 hôtes parasités (3*b*). Cette double présentation des données permet d'éviter une interprétation des faits qui serait uniquement basée sur le hasard des récoltes. De plus, la diminution du nombre de parasites en cours de croissance, que ce soit sur la branchie ou dans la vessie, est fonction uniquement d'une élimination du Ver et non pas de la disparition de l'hôte dans les biotopes prospectés. Les mécanismes responsables de cette régulation de la parasitose restent cependant à préciser (compétition intraspécifique, résistance de l'hôte, ... ?).

a) *Description du cycle néoténique*

D'après la figure 2*a*, il apparaît clairement que seuls les têtards les plus jeunes hébergent des néoténiques juvéniles (Nj). Le stade d'ébauche des pattes postérieures chez l'Amphibien représente un âge limite pour l'élaboration d'un cycle reproducteur uniquement aquatique (No). La larve de Polystome qui contamine un têtard plus âgé opte pour le cycle vésical (Lcl, Vj, Vo). L'élaboration du cycle branchial s'accompagne d'une forte élimination numérique des parasites. En règle générale, un seul Ver atteint l'état de maturité, fixé sur un des arcs de droite (COS), site le moins perturbé par le courant spiraculaire. Dans les rares cas où plusieurs individus ovigères parasitent un même hôte, ils se répartissent de façon à pouvoir procéder à des inséminations croisées. Au moment de la ponte, les Vers se distendent vers le spiracle et expulsent leurs œufs directement à l'extérieur. Les données quantitatives qui concernent l'épidémiologie et la productivité des No de *M. cachani* figurent sur le tableau I. L'embryogenèse se déroule entièrement en milieu aquatique. Les chances d'éclosion des œufs s'évaluent difficilement, tributaires de nombreux facteurs extérieurs. D'après les observations faites dans les élevages, il semblerait que les têtards eux-mêmes soient un facteur limitant en ingérant copieusement les œufs qui tapissent le fond des eaux.

TABLEAU I

Données quantitatives des cycles observés dans la nature

	Metapolystoma cachani (Gallien, 1956) *Ptychadena longirostris* (Peters, 1870)			*Polystoma togoensis* Bourgat, 1977 *Ptychadena bibroni* (Hallowell, 1844)			*Polystoma perreti* Maeder, 1973 *Hylarana* sp.		
	T	T + m	Ad	T	T + m	Ad	T	T + m	Ad
Epidémiologie									
Nombre d'Amphibiens récoltés	2706	2812	174	392	411	49	243	247	63
Nombre d'Amphibiens parasités	333	186	41	13	31	13	32	6	6
Fréquence du parasitisme, $\bar{X}$ en % et (Sq)	9 (8-10)	7 (6-8)	24 (18-31)	4 (3-6)	8 (5-11)	27 (15-40)	13 (9-18)	25 (19-30)	10 (4-19)
Fréquence max. du parasitisme, en %	80			18			20		
Stades parasitaires	N	Lcl	Ad	N	Lcl	Ad	N	Lcl	Ad
Nombre de parasites récoltés	252	1347	118	14	75	23	35	12	7
Nombre de parasites par hôte	1-3	1-40	1-11	1-2	1-19	1-5	1-2	1-4	1
Localisation COS, en % et (Sq)	98(-)	20 (17-22)	–	85 (54-98)	25 (16-35)	–	50 (33-66)	100 (-)	–
Elimination des parasites, en % et (Sq)	73 (67-78)	90 (88-91)	–	52 (19-86)	80 (70-88)	–	76 (59-87)	80 (46-96)	–
Fréquence du cycle rénal, en %	–	0,5	–	–	12	–	–	0	–
Fréquence du cycle interne, en %	–	–	39	–	–	0	–	–	0
Productivité									
Temps de croissance, en jours	20	–	360?	20	–	360?	21	–	360?
Durée de productivité, en jours	30	–	10	25	–	5	22	–	10
Nombre d'œufs par jour et par Ver	1-48	–	1-100	1-30	–	1-140	2-40	–	1-100
Nombre total d'œufs	350	–	300	200	–	210	292	–	210
Durée de l'embryogenèse, en jours	7-8	–	0-8	7-9	–	0-8	7-8	–	7-9
Durée de vie des Lg, en heures	2	–	2	2	–	2	2	–	2
Durée minimum d'un cycle complet en jours	34	–	360?	34	–	360?	35	–	376?

Dès l'éclosion, l'oncomiracidium nage activement à la recherche de l'hôte, pénètre par le spiracle et se fixe sur une branchie. Le développement des néoténiques se remarque quelques jours après la fixation, par le sang ingéré qui colore l'intestin. L'animal croît rapidement, le hapteur acquiert d'arrière en avant une, puis deux, puis trois paires de ventouses. Les crochets larvaires latéraux deviennent intraventousaires. Les hamuli restent à l'état d'épines (18 μm). Toutefois, chez certains individus que l'on qualifiera de méta-néoténiques (M), ces pièces peuvent s'ébaucher (jusqu'à 165 μm). Ce terme s'inspire de celui de « méta-gyrodactyloïde » créé par GALLIEN en 1935:

> « Les méta-gyrodactyloïdes constituent des types intermédiaires entre la persistance de l'état gyrodactyloïde et la réalisation de l'état néoténique. »

Les M sont des individus intermédiaires entre les néoténiques parfaits (sans hamuli) et les Vers à option vésicale (développement primordial des hamuli). Des variations existent chez les M, qui vont du No à hamuli jusqu'à la Lcl qui opte finalement pour une migration vésicale malgré quelques repas de sang. Certaines formes, trop hésitantes, restent bloquées en cours de croissance.

Comme dans le cas des méta-gyrodactyloïdes, c'est l'âge physiologique du têtard qui détermine le choix évolutif du Ver. Un têtard perturbé par la prométamorphose induit la formation d'un parasite inhabituel, qui essaie de s'adapter simultanément à deux états physiologiques présents chez l'hôte.

Lorsque les Om-II apparaissent dans le biotope, les têtards sont trop âgés pour héberger à nouveau des néoténiques. La succession de générations néoténiques observée dans la nature est possible grâce à l'étalement des pontes lors de chaque période de reproduction des Amphibiens.

b) *Description du cycle vésical*

La figure 2*a* montre que les Lcl de *M. cachani* n'apparaissent que sur les têtards de *P. longirostris* ayant déjà des bourgeons de pattes postérieures. Ce stade est décisif: dès cet instant, l'Amphibien est considéré par le parasite comme un hôte terrestre. Le cycle devient à option vésicale.

Les données quantitatives de l'épidémiologie du cycle vésical sont relevées sur le tableau I. On remarque que la majorité des Lcl occupaient les arcs branchiaux CS. De par leur petite taille et grâce au système d'accrochage efficace que constituent les hamuli très tôt développés, elles résistent mieux que les néoténiques au courant spiraculaire.

L'évolution des Lcl se remarque par la croissance du hapteur. La formation des ventouses et des hamuli a lieu de façon synchrone (fig. 4). La première paire de ventouses apparaît vers le 3^{e} jour après la fixation, la paire médiane entre le 6^{e} et le 8^{e} jour et enfin la paire antérieure.

Les Lcl les plus âgées observées sur les branchies ont 50 à 60 jours (fig. 4). A part quelques exceptions, ce n'est qu'en arrivant dans la vessie qu'elles deviennent hématophages et que leur réelle croissance commence.

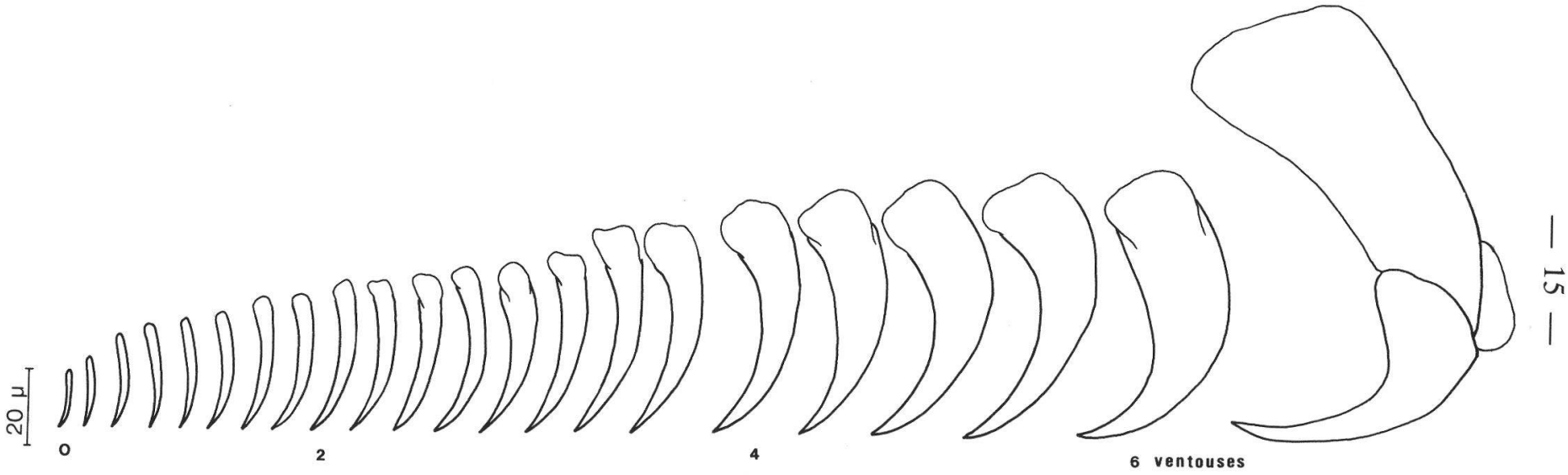


Fig. 4. Développements comparés des hamuli et des ventouses chez les Lcl de *M. cachani,* jusqu'au moment de la migration vers la vessie.

On trouve des Lcl sur les branchies jusqu'à la fermeture des poches branchiales. Mais la migration vers la vessie s'amorce plus tôt, avant la sortie des membres antérieurs de l'hôte. On observe le même phénomène que celui décrit chez *Polystoma pelobatis* (COMBES 1968). Les jeunes larves qui atteignent le spiracle pour parasiter les branchies croisent celles qui en sortent pour se rendre dans la vessie. Le déclenchement de la migration ne se fait pas en fonction de l'état morphologique des larves. Les plus jeunes individus se retrouvent parfois les premiers dans la vessie (fig. 5). Le séjour branchial ne peut pas être escamoté.

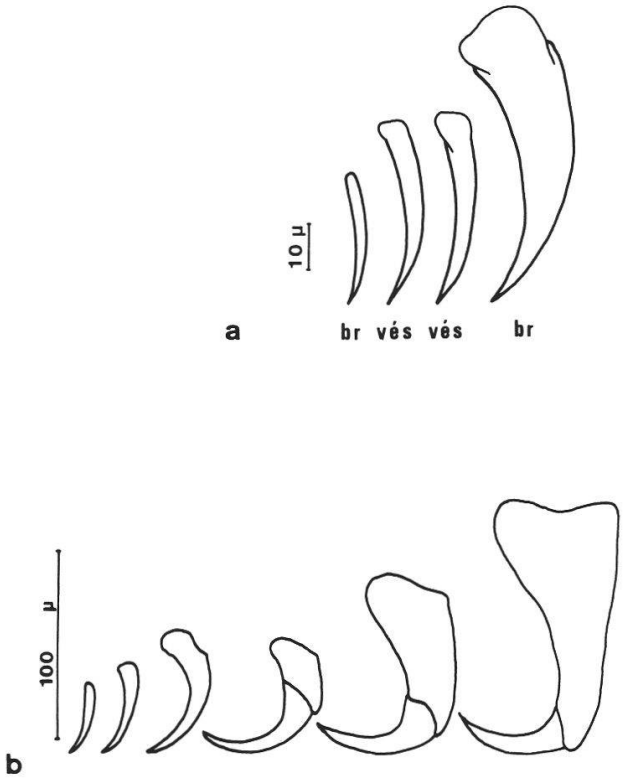


Fig. 5. Age des larves de *M. cachani* chez des hôtes en métamorphose, estimé par la taille des hamuli : a) larves migrantes (hôte en métamorphose) et b) larves vésicales (hôte métamorphosé).

La maturation des Vers vésicaux s'effectue en corrélation directe avec celle de l'hôte. Les Amphibiens adultes ont toujours fourni des Polystomes adultes, les subadultes, des immatures (fig. 6). Le sexe de l'hôte ne semble pas influencer la fréquence du parasitisme. A 221 jours déjà, le Ver vésical approche de la maturité (Ver le plus âgé que nous ayons maintenu en élevage, fig. 7). Un cycle reproducteur complet doit nécessiter un an environ.

On peut noter ici que la migration des Lcl vers la vessie de l'hôte s'accompagne parfois d'un périple rénal. Les larves remontent les voies

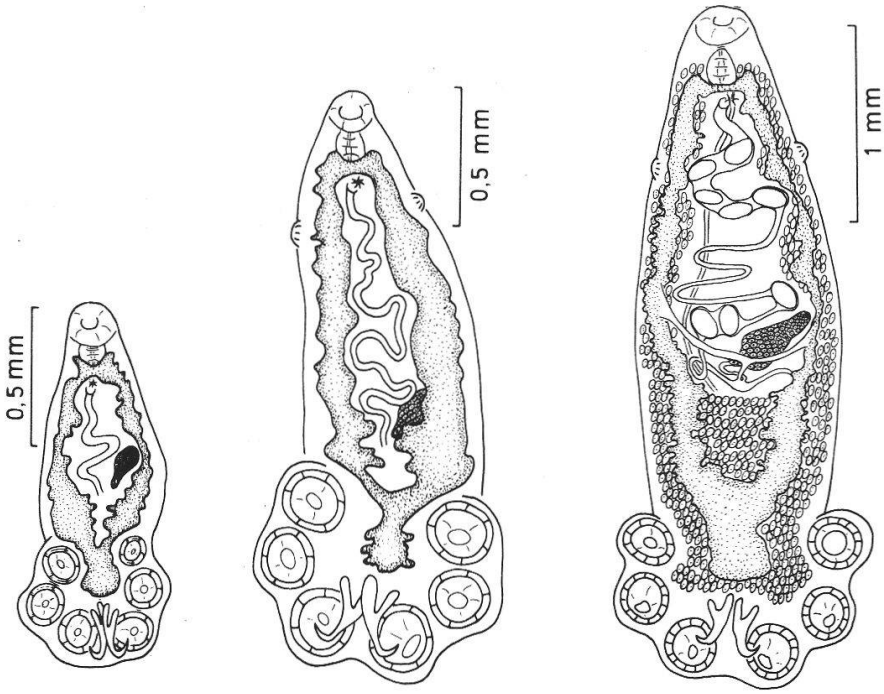


Fig. 6. Maturations comparées de *M. cachani* et de son hôte. De g. à dr. : hôte de 22 mm (juvénile), hôte de 48 mm (immature) et hôte de 50 mm (mature).

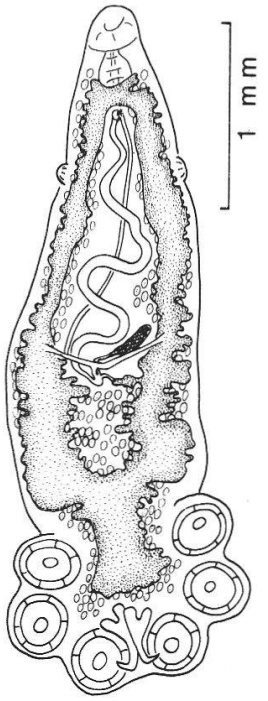


Fig. 7. *M. cachani* - individu vésical de 221 jours. Ver provenant d'une infestation naturelle et prélevé chez un hôte de 36 mm (immature).

excrétrices de l'Amphibien, passent par le rein et redescendent se fixer dans la vessie. Le séjour rénal est très court et ne contribue en aucune manière au maintien de la parasitose. Son intérêt est plutôt scientifique ; il ouvre une voie d'investigation sur l'attrait éventuel que pourrait exercer le rein sur les jeunes Polystomes.

Les données quantitatives de la productivité des Polystomes vésicaux reportées sur le tableau I amènent quelques commentaires.

1. Hors des périodes de reproduction, la simple immersion de l'hôte ne déclenche pas la ponte du parasite.
2. Lors des saisons de reproduction, l'activité reproductrice est rythmique. Les œufs sont déposés en grand nombre lors des premières heures de contact avec le milieu aquatique. La productivité cesse ensuite pendant trois jours et peut reprendre après ce temps de repos. Deux cycles consécutifs semblent constituer un maximum pour *M. cachani.*
3. Le nombre de Vers ovigères par vessie, qui dépasse rarement la dizaine, n'influence pas les volumes de ponte.
4. Les chiffres mentionnés correspondent à des températures oscillant autour de 25 °C. Une élévation de la température (30 °C) précipite les rythmes de ponte, mais ne semble pas en augmenter le volume final.
5. Au moment de la ponte, les œufs sont dans un état physique parfait, leur chance de survie est maximale. Dans les élevages particulièrement réussis, tous les œufs parviennent à éclosion.

c) *Description du cycle interne*

L'adulte de *M. cachani* présente un ovaire postérieur et un long utérus contourné, rempli de 200 à 300 œufs chez les individus matures. Les Polystomes classiques ont un ovaire antérieur et un utérus court, occupé par une dizaine d'œufs en moyenne (2 à 5 dans la plupart des cas). Le système génital original de *M. cachani* lui permet une reproduction par ovoviviparité. L'embryogenèse débute pendant le long séjour des œufs dans l'utérus. Lors de la ponte, les plus avancés d'entre eux éclosent immédiatement. Des Om-I se retrouvent ainsi dans le liquide vésical et leur promptitude à se fixer les place directement à côté des parents. Ainsi, même en cas d'insuffisance hydrique notoire, l'espèce peut continuer à se perpétuer.

Les œufs expulsés à l'extérieur éclosent dans les heures ou les jours qui suivent, selon leur stade de développement au moment de l'oviposition.

Eupolystoma alluaudi, parasite de *Bufo regularis*, utilise un cycle interne comme seul mode de reproduction (COMBES et *al.* 1973). Chez ce Polystomatidae, les larves émises dans la vessie migrent dans les voies urinaires de l'hôte, passent dans le rein et reviennent s'installer peu après dans la vessie. Ce périple rénal rappelle celui découvert chez les larves migrantes de *M. cachani* (vide infra). Cependant, les *Ptychadena longirostris* adultes hébergeant un cycle interne de *M. cachani* n'ont pas révélé la présence d'un passage rénal. Il semble que chez cette espèce, le cycle interne s'accomplit entièrement dans la vessie.

Ce cycle direct, qui intervient comme mode supplémentaire de reproduction, situe *M. cachani* parmi les Monogènes d'Amphibiens les mieux adaptés à la survie en milieu terrestre. Cette espèce est parvenue à un degré d'adaptation intermédiaire entre les genres *Polystoma* et *Eupolystoma*. Chez les premiers, le cycle interne peut intervenir occasionnellement lorsqu'un déficit hydrique provoque une rétention prolongée des œufs in utero; il devient le mode exclusif de reproduction chez les seconds.

Polystoma togoensis Bourgat, 1977

Plusieurs faits distinguent *Polystoma togoensis,* parasite de *Ptychadena mascareniensis bibroni,* des autres espèces du genre *Polystoma* et le rapprochent des *Metapolystoma* (MURITH 1981):

— la chétotaxie larvaire;

— l'emplacement de l'ovaire, légèrement déplacé vers la partie postérieure du corps, chez le Ver vésical;

— la fréquence des reproductions par ovoviviparité du Ver vésical;

— la taxonomie de l'hôte, *Ptychadena mascareniensis* hébergeant *Metapolystoma brygoonis* à Madagascar.

a) *Description du cycle néoténique*

Les jeunes têtards de *P. bibroni* hébergent exclusivement des Nj ou des larves indifférenciées jusqu'à l'apparition des membres postérieurs (fig. 2*b*). Ce stade représente le seuil de virage pour les parasites, qui optent pour un cycle vésical sur les hôtes plus développés. La croissance des néoténiques de *P. togoensis* est identique à celle de *M. cachani,* et les individus ovigères, fixés COS, vivent solitaires. Ils quittent cependant la cavité branchiale plus tôt que dans l'exemple précédent: les têtards tétrapodes n'hébergent plus de formes néoténiques.

Le tableau I fournit les données quantitatives relatives au cycle néoténique de *P. togoensis.*

b) *Description du cycle vésical*

Les plus jeunes Lcl prélevées chez *P. bibroni* parasitent des têtards ayant déjà une ébauche nette des pattes postérieures (fig. 2*b*). Ces larves présentent une paire de ventouses formée et des hamuli de 65 μm. Le cycle vésical de *P. togoensis* s'installe chez des hôtes dont les membres sont à l'état de bourgeons, comme dans le cas de *M. cachani.*

Les Lcl se maintiennent sur les branchies jusqu'au moment de la fermeture des poches branchiales. Mais le signal de départ pour les premières migrations vers la vessie intervient très tôt, avant la complète formation des pattes postérieures chez l'hôte. La colonisation vésicale intervient plus précocement que chez *M. cachani;* en conséquence, les Lcl n'ont pas le temps d'atteindre un état de développement comparable (fig. 4 et 8).

Fig. 8

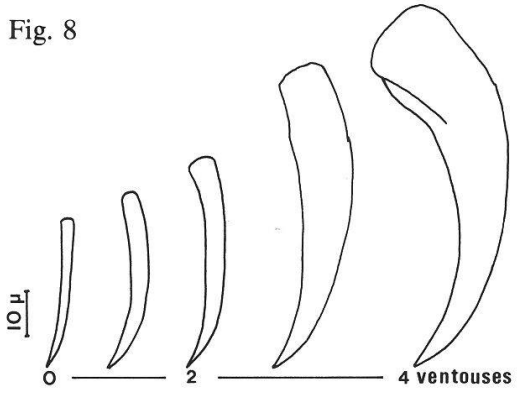


Fig. 9

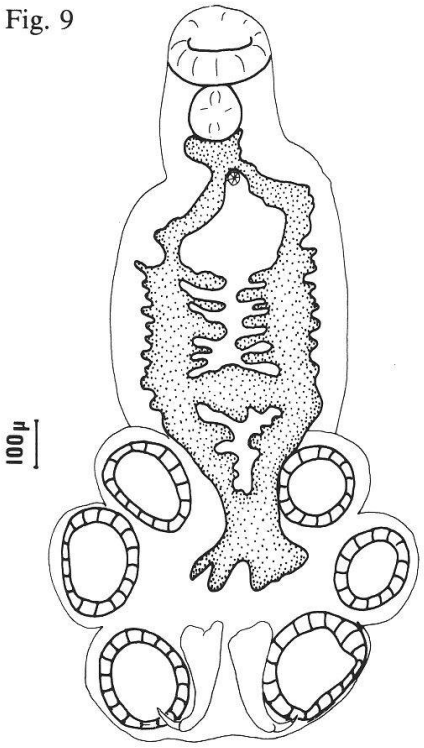


Fig. 8. Développements comparés des hamuli et des ventouses chez les Lcl de *P. togoensis,* jusqu'au moment de la migration vers la vessie.

Fig. 9. *P. togoensis* - individu vésical de 75 jours. Ver provenant d'une infestation naturelle et prélevé chez un hôte de 24 mm (36 jours après la métamorphose).

Le séjour branchial est obligatoire pour les larves à option vésicale, même en cas d'infestation très tardive ; il ne dure alors que quelques heures.

Comme chez *M. cachani,* la migration vers la vessie s'accompagne parfois d'un périple larvaire dans les uretères et le rein de l'hôte. Cette phase curieuse du cycle n'intervient cependant pas dans l'augmentation du pouvoir de survie de *P. togoensis.*

Le tableau I résume les données quantitatives de l'épidémiologie des Lcl de *P. togoensis.*

La morphologie d'un individu vésical âgé de deux mois et demi est illustrée par la figure 9. L'adulte de *P. togoensis,* qui possède pourtant un ovaire antérieur, montre une nette propension à l'ovoviviparité. La rétention prolongée des œufs dans l'utérus abrite leur développement. Des pontes massives sont déposées en quelques heures (tableau I). Elles libèrent presque aussitôt de nombreuses larves nageantes. Les dissections n'ont cependant pas encore révélé la présence d'un cycle interne chez cette espèce, dont l'existence est rendue très probable par la récente découverte d'un tel mode de reproduction chez *P. grassei* au Cameroun (DUPOUY et *al.* 1977).

Polystoma perreti Maeder, 1973

Le parasite d'*Hylarana* sp. en RCI représente un type de Polystome étroitement lié au milieu aquatique (MURITH 1981). La biologie de l'hôte et la morphologie du parasite servent de support à cette allégation. Le

déroulement des cycles reproducteurs de *P. perreti* ne diffère du modèle européen que par les données de la productivité des différentes formes ovigères. En Afrique, le cycle néoténique devient le principal agent de reproduction, rôle tenu par les Vers vésicaux dans les exemples européens (chiffres comparés aux données de COMBES 1968).

a) *Description du cycle néoténique*

Comme dans les deux exemples précédents, les Nj de *P. perreti* ne s'observent que sur des têtards jeunes. Le seuil de virage reste mal défini, vu le manque de parasites à disposition; il semble toutefois correspondre à l'apparition des membres chez l'hôte (fig. 2*c*).

La croissance des Nj est identique à celle des autres espèces étudiées, mais sujette à une moins sensible compétition-élimination. Plusieurs No peuvent parasiter une cavité branchiale; ils se répartissent sur les arcs de gauche et de droite. Les No expulsent leurs œufs un à un, directement dans le milieu extérieur. Les relevés quantitatifs du cycle néoténique figurent au tableau I.

Les No colonisent les branchies jusqu'à la fermeture des poches branchiales. Ils quittent souvent l'hôte lors de la sortie des membres antérieurs, fixés sur l'avant-bras gauche du jeune tétrapode.

b) *Description du cycle vésical*

L'unique Lcl découverte chez *Hylarana* sp. provient d'un têtard dont les membres sont en début de formation (fig. 2*c*). Les jeunes métamorphosés hébergent des Vers vésicaux à peine différenciés. La migration des parasites vers la vessie a lieu fort tard chez *P. perreti,* juste avant la sortie de l'eau de l'Amphibien.

Aucun périple rénal n'a pu être mis à jour lors du transfert de la parasitose dans la vessie.

L'épidémiologie et la productivité des Vers adultes de *P. perreti* figurent au tableau I.

Les formes matures vésicales de *P. perreti* sont à ovaire antérieur et utérus court. Aucune rétention d'œufs ne s'observe, et l'embryogenèse s'effectue dans le milieu extérieur.

Nous sommes en présence d'un *Polystoma* de type classique, qui ne diffère guère des espèces européennes. C'est ce qui permet de considérer ces dernières comme des exemples fondamentaux chez les Monogènes d'Amphibiens.

IV. REPRODUCTION DES CYCLES OBSERVÉS DANS LA NATURE

Parallèlement aux études menées dans la nature, certains cycles ou parties de cycles ont été reproduits en laboratoire afin d'en préciser la biologie et si possible de reconnaître certains mécanismes influençant l'option évolutive des jeunes Polystomes.

Pour les expériences quantitatives, les manipulations consistent à isoler les Vers ovigères, à compter le nombre d'œufs déposés par jour, en variant les conditions d'élevage. Des infestations s'avèrent nécessaires pour suivre l'évolution des larves au cours de leur croissance et observer les phénomènes de compétition et, s'il y en a, d'élimination des partenaires.

Pour les recherches qualitatives, des infestations sont tentées en grand nombre sur des têtards de tous âges, maintenus en élevage dans des conditions strictement contrôlées. L'âge réel et l'âge physiologique des hôtes sont les principales variables étudiées.

Metapolystoma cachani (Gallien, 1956)

Le cycle de *M. cachani* a été reconstitué par l'infestation de têtards de *P. longirostris* de tous les âges (fig. 10). Les informations recueillies devraient confirmer celles tirées de l'observation directe.

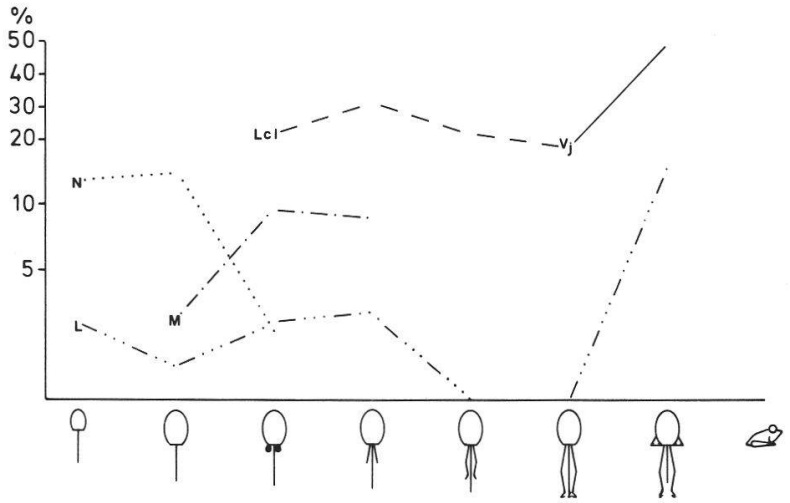


Fig. 10. Répartition de *M. cachani* sur des têtards expérimentalement infestés, en % du nombre de larves nageantes utilisées et en fonction du stade de développement de l'hôte à l'infestation.

Dans les élevages à 25°C, la croissance des hôtes est ralentie par rapport aux données de la nature. Il est préférable de comparer l'état morphologique des têtards des deux provenances plutôt que leur taille ou leur âge réel, sujets à d'assez fortes variations.

Des Om-I et des Om-II servent en égale proportion aux tentatives d'infestation. L'ensemble des résultats montre que l'ascendance des larves n'a pas d'influence sur leur comportement ou leur évolution.

a) *Cycle néoténique*

Les procédures expérimentales et les résultats obtenus concernant le cycle néoténique de *M. cachani* figurent au tableau II. L'importance primordiale de l'âge du têtard sur l'évolution du parasite apparaît d'emblée, puisqu'on voit que seuls les hôtes les plus jeunes au moment de l'infestation ont fourni des néoténiques.

TABLEAU II

Résultats des expériences sur les cycles de *M. cachani* et *P. togoensis* à partir de têtards élevés au laboratoire

Hôtes				Parasites	Infestations		Résultats					
Espèce	Nbre	Taille en mm	Pattes post.	Espèce	Nbre Lg-I	Nbre Lg-II	Nbre L	Nbre N	Nbre M	Nbre Lcl	Nbre Lr	% de réussite
Ptychadena longirostris	100	10-18	–	*Metapolystoma cachani*	100	150	20	42	–	–	–	25
	100	20	+/–		100	150	3	29	8	–	–	16
	100	25-35	+		100	100	4	–	8	16	–	14
	50	35-40	+ +		29	70	3	–	7	22	–	32
	50	40	+ +		–	80	–	–	–	22	–	28
	3	25	m		200	100	–	–	–	–	–	0
Ptychadena bibroni	7	25-34	+	*Polystoma togoensis*	21	–	–	–	–	13	4	80

La figure 10 montre la valeur prépondérante de l'âge physiologique du têtard sur l'âge réel ou la taille, par la précision de ce critère vis-à-vis du changement d'option évolutive chez le parasite. La formation des membres marque un « seuil de virage », constant dans les relations hôte-parasite. Avant ce « seuil », les Vers évoluent en néoténiques (fig. 11) ; les larves qui atteignent l'hôte pendant le virage deviennent des M (fig. 12) ; sur des têtards ayant dépassé ce stade morphologique, l'installation d'un cycle néoténique ne s'observe plus.

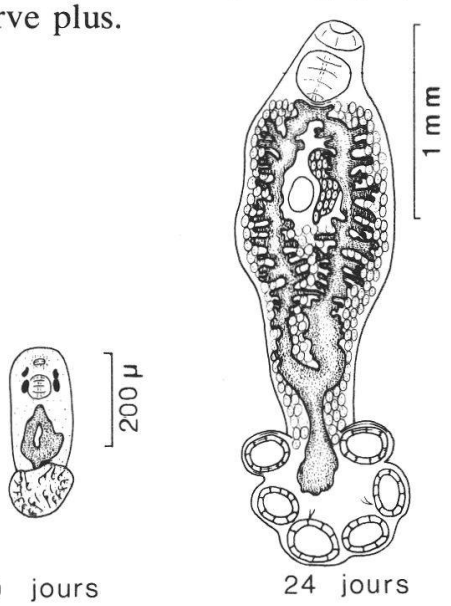


Fig. 11. *M. cachani.* Individus néoténiques expérimentaux.

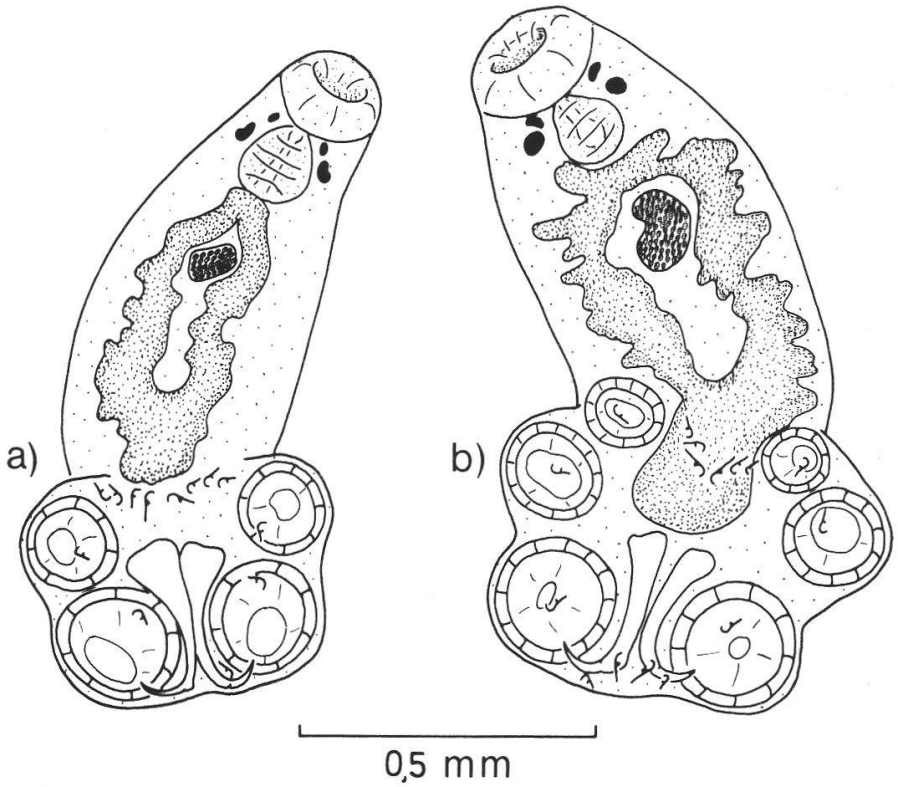


Fig. 12. *M. cachani.* Larves méta-néoténiques expérimentales : a) larve branchiale âgée de 30 jours et b) larve migrante âgée de 16 jours.

La croissance, la localisation branchiale et la productivité des néoténiques expérimentaux, scrupuleusement suivies dans les élevages, s'avèrent en tout point semblables à celles notées dans les cycles sauvages. Ces renseignements ont pour principal intérêt de corroborer la justesse des chiffres articulés au sujet des faits naturels.

Une autre information mentionnée au chapitre des cycles observés dans la nature se confirme par l'expérimentation: après une infestation massive, le jeune têtard héberge de nombreux Nj visibles par transparence dans la cavité branchiale. En cours de croissance, une forte compétition-élimination intervient, qui ne laisse finalement qu'un seul individu ovigère en place. Les mécanismes de ce phénomène restent à élucider.

M. cachani étant un Polystome inféodé à la forêt tropicale humide, il était intéressant de tester sa possibilité potentielle de maintenir sa parasitose uniquement par générations néoténiques successives, sans l'intervention d'un cycle vésical intermédiaire.

Cet essai a été tenté en Europe chez *Polystoma pelobatis,* seule espèce du genre où le phénomène a quelques chances de se produire dans la nature (COMBES 1968).

Les données quantitatives des expériences et des résultats figurant au tableau III fournissent les informations désirées.

1. La succession de quatre générations néoténiques consécutives est expérimentée chez *M. cachani.*
2. L'ascendance du premier oncomiracidium responsable de l'opération indiffère à la réussite de l'expérience (Om-I ou II).
3. Les Om-II issus de la quatrième génération néoténique conservent toute leur potentialité d'infestation et de dualité évolutive.
4. La productivité des No ne s'altère pas au fil des générations.

Il est ainsi démontré que *M. cachani* pourrait, à la rigueur, redevenir un parasite uniquement aquatique. Dans l'état actuel des choses, les générations vésicales jouent un rôle important dans la dissémination du parasite, sa survie en cas de déficit hydrique notoire dans le biotope et le brassage génétique au sein de l'espèce, les No, souvent isolés, ne pouvant procéder à des inséminations croisées.

TABLEAU III

Résultats des essais sur les 2^{e} et 3^{e} générations néoténiques successives de *M. cachani*

Hôtes			Infestations		Résultats			
Nbre	Taille en mm	Pattes post.	Nbre Lg-II	Génération néoténique	Nbre N	Nbre M	Nbre Vj	Faculté reprod. des indiv. ovigères
30	15 - 18	–	30	2^{e}	8	–	–	+++
8	20	+ –	8	2^{e}	2	2	–	+++
20	35	+	20	2^{e}	–	–	6	
59	15 - 20	–	71	3^{e}	14	–	–	+++
30	35	+	30	3^{e}	–	1	16	

b) *Cycle vésical*

L'aspect quantitatif des essais sur le déroulement du cycle vésical de *M. cachani* est présenté au tableau II. Ces expériences se rapportent à trois problèmes précis: les conditions d'apparition du cycle, la perpétuité de la dualité évolutive des larves et la nécessité d'un séjour branchial pour les Lcl.

Les conditions d'apparition du cycle vésical sont testées. Les résultats reportés sur le tableau II et la figure 10 montrent qu'il faut attendre le stade de formation des bourgeons de membres chez le têtard pour voir apparaître le cycle à option vésicale chez *M. cachani.* La croissance, la localisation et la migration des Lcl s'effectuent ensuite de manière comparable à ce qui s'observe dans la nature (fig. 12 et 13). Des M expérimentaux accompagnent les Lcl lors de la migration vers la vessie.

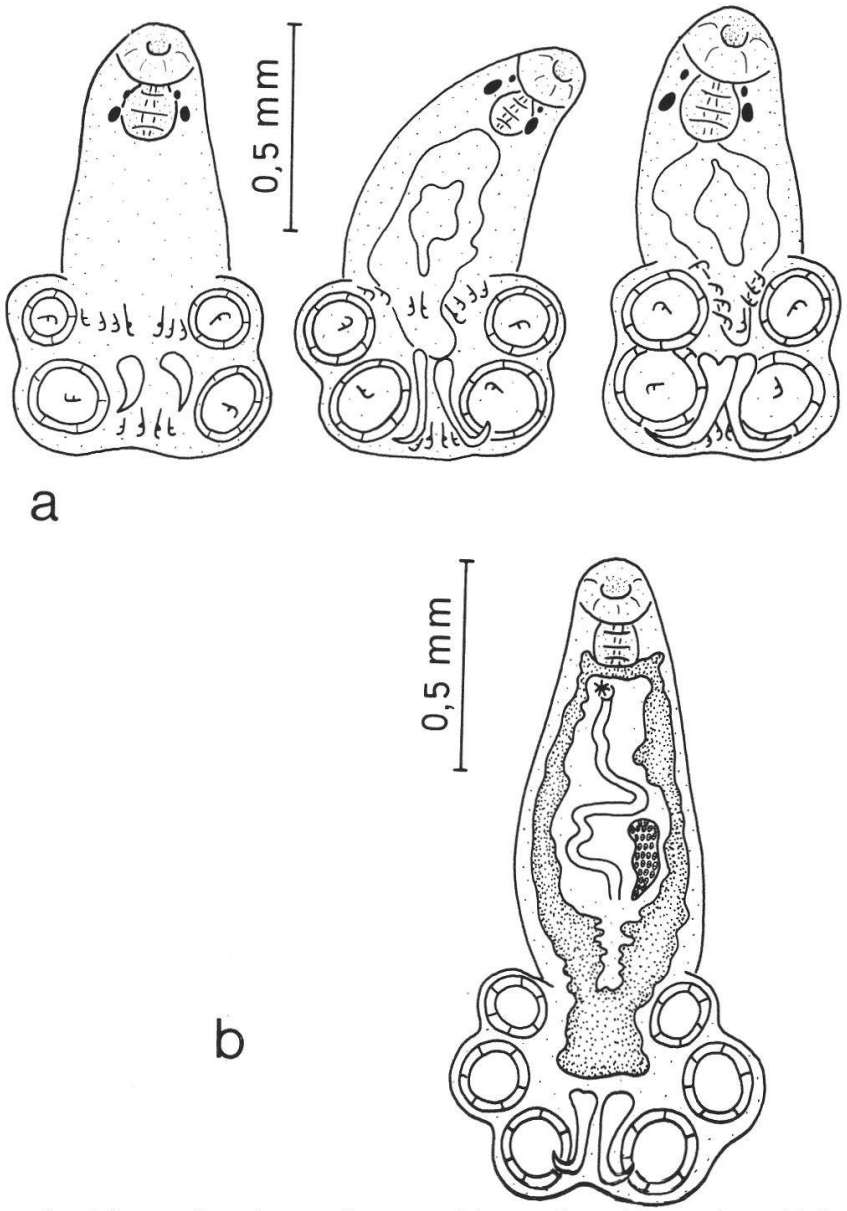


Fig. 13. *M. cachani.* Larves à croissance lente expérimentales: a) larves branchiales âgées de 9, 20 et 40 jours; b) individu vésical âgé de 100 jours, prélevé chez un hôte de 19 mm (métamorphosé d'un jour).

La perpétuité de la dualité évolutive des larves est prouvée par les faits expérimentaux.

— Tous les Om-II de la quatrième génération à ascendance néoténique ont fourni des Lcl et des Vj sur les têtards âgés contaminés (fig. 13 *a* et *b*).

— Les Om-I mis en présence de jeunes têtards ont toujours évolué en Nj et No (fig. 11).

La nécessité d'un séjour branchial pour les larves infestantes se confirme, après deux manipulations-tests.

1. L'observation répétée du comportement des Om-I ou II lors de l'infestation des têtards tétrapodes montre que tous les parasites commencent leur cycle par un séjour sur les branchies, aussi court soit-il, avant de se fixer dans la vessie.
2. Les trois tentatives d'infestation d'une *P. longirostris* fraîchement métamorphosée au moyen d'une centaine d'Om-I sont restées infructueuses. Aucun Polystome n'a été retrouvé dans l'hôte à la dissection.

Ces résultats règlent deux problèmes importants liés au cycle de *M. cachani.*

— Lors des infestations observées sous binoculaire, les Om-I et II ont souvent cherché à pénétrer par le cloaque et à rejoindre la vessie des têtards, sans faire un premier séjour branchial. Mais les larves ressortent peu après des voies urinaires et infestent les branchies par le spiracle, retrouvant leur cycle habituel. Il est maintenant certain, au vu des nombreux résultats, que l'infestation cloacale directe est une voie d'invasion encore inexploitée par *M. cachani.*

— La description du cycle interne de *M. cachani* chez les *P. longirostris* adultes se base sur la présence de jeunes individus vésicaux fixés à côté des Vers matures. La provenance interne de cette nouvelle génération, supposée, se confirme ici par la démonstration qu'une contamination de l'Amphibien n'intervient plus après la métamorphose.

Polystoma togoensis Bourgat, 1977

Les essais en laboratoire visent à préciser les modalités d'infestation de *P. togoensis* lors du cycle vésical. Chez cette espèce, la migration des larves de la branchie vers la vessie s'accompagne occasionnellement d'un passage dans le rein (fait observé également chez *M. cachani*). Cette modalité d'infestation rappelle celle des larves d'*Eupolystoma alluaudi,* parasite de *Bufo regularis* en zone soudanienne ou subsoudanienne africaine (SALAMI-CADOUX 1975).

Par analogie, et vu l'aspect « savanicole » de l'écologie de *P. bibroni,* l'investigation de plus en plus poussée des possibilités d'hébergement de l'hôte métamorphosé pourrait refléter la démarche actuelle de *P. togoensis* vers l'élaboration d'un cycle de reproduction uniquement terrestre, qui

n'utiliserait plus que l'hôte adulte comme substrat, au détriment du cycle aquatique.

L'objectif de nos essais est de tester le degré actuel d'indépendance de *P. togoensis* vis-à-vis du milieu aquatique.

Deux questions devraient suffire à cerner cet aspect du problème.

1. Le séjour branchial est-il inéluctable pour les Lcl de *P. togoensis* ?
2. Le périple rénal observé chez les larves migrantes de *P. togoensis* est-il un phénomène fréquent ?

L'expérience et ses résultats figurent au tableau II. Toutes les infestations ont été observées sous binoculaire : aucune des Lg n'a évité le séjour branchial. Deux des jeunes hôtes parasités ont fourni des larves rénales (24 % des infestations).

Par ces renseignements, la situation évolutive de *P. togoensis* se précise. Le Polystome reste dépendant du milieu aquatique au même titre que les autres *Polystoma* pour le déroulement de son cycle vésical, qui nécessite la présence des têtards.

Par ailleurs, le passage relativement fréquent des larves migrantes dans le rein de *P. bibroni* pourrait marquer une première étape dans l'adaptation complète du parasite à la survie en milieu terrestre. Il serait encore utile de chercher la cause exacte de ce passage dans le rein. Les larves y sont-elles attirées par le sang (tropisme moderne) ou par le filtrat (tropisme ancestral) ?

De toute manière, la morphologie et la biologie de *P. togoensis* montrent que l'espèce a atteint un stade d'évolution intermédiaire entre les *Polystoma* classiques (exemples européens) et les *Metapolystoma.*

V. CONFRONTATION DES RÉSULTATS ET DISCUSSION

Les essais réalisés au laboratoire confirment trois notions essentielles tirées de l'observation des cycles naturels : l'importance de l'état physiologique du têtard pour le déroulement du cycle parasitaire, la présence indispensable des têtards pour la transmission du parasitisme, la possibilité d'un retour à une parasitose uniquement branchiale.

Ainsi, après l'observation des cycles dans la nature, leur confrontation à l'étho-écologie des hôtes et leur reproduction au laboratoire, nos connaissances sur la biologie des Polystomes se précisent dans plusieurs domaines.

Déroulement des cycles

L'étude des cycles de *Metapolystoma cachani, Polystoma togoensis* et *P. perreti* fait ressortir l'aspect évolutif du mode de transmission des Polystomes.

— Les conditions de vie tropicales favorisent le cycle branchial au détriment du cycle vésical, qui ne devient le mode de reproduction principal qu'en cas de déficit hydrique notoire.

— La localisation préférentielle des Lcl sur les arcs branchiaux CS pourrait justifier l'apparition des hamuli chez ces formes soumises au fort courant spiraculaire, tout comme l'augmentation de la vitesse de nage des hôtes a été rendue responsable de l'apparition des hamuli chez les Monogènes de Poissons (LLEWELLYN 1965).

— L'intervention d'un périple rénal lors de l'installation des Lcl de *P. togoensis* et *M. cachani* dans la vessie des hôtes n'a pas d'incidence directe sur le maintien du parasitisme, mais sa découverte chez les deux espèces montrant une nette propension à l'ovoviviparité n'est pas sans rappeler le cas d'*Eupolystoma alluaudi* (SALAMI-CADOUX 1975).

— Aucune des espèces étudiées n'a pu se rendre indépendante de la présence des têtards pour la transmission du parasitisme.

— Les facteurs extérieurs tels que le climat et le comportement de l'hôte sont responsables de la proportion dans laquelle la reproduction du parasite est assurée par les formes branchiales ou vésicales, mais c'est l'âge physiologique du têtard qui détermine l'option évolutive du parasite qui s'installe sur la branchie: passé un certain stade de croissance chez l'hôte, le parasite se prépare parallèlement à la future vie terrestre.

Situation du néoténique dans l'évolution

Il semble que plusieurs critères morphologiques et biologiques nous autorisent à reconnaître dans la forme ovigère branchiale (néoténique) l'adulte primitif des Polystomes:

— l'évidente parenté morphologique des formes ovigères branchiales de *P. togoensis* et *M. cachani,* dont les vésicales sont si dissemblables;

— la prépondérance du mode de reproduction branchial sur le mode vésical chez les espèces tropicales soumises à des conditions hydriques favorables;

— la possibilité de maintien du parasitisme par les seules générations branchiales;

— enfin, la faculté étonnante des formes à maturation branchiale de contaminer des hôtes non spécifiques, qui s'oppose à la stricte spécificité parasitaire des Vers vésicaux, irréversiblement adaptés à un seul Amphibien (MURITH 1979).

Valeur adaptative du mode de reproduction vésical

Les trois exemples étudiés montrent par leur diversité que dans un système d'apparence aussi homogène que la forêt dense tropicale, le Polystome s'avère un bon révélateur de la niche choisie par l'hôte. *P. perreti,* hébergé par un hôte forestier typique, très hydrophile, suit une politique de reproduction proche de celle des Monogènes de Poissons, c'est-à-dire à

l'aide de formes ovigères ovipares. *P. togoensis,* inféodé à un hôte de tradition savanicole, cherche à instaurer, à côté des reproductions classiques par oviparité, un mode de transmission accéléré: l'ovoviviparité des Vers vésicaux. *M. cachani,* entraîné par son hôte dans des conditions écologiques difficiles, a recours à deux nouvelles stratégies de reproduction: l'ovoviviparité permanente du Ver vésical et le remplacement des populations vésicales par voie directe (cycle interne). Pour l'heure, *M. cachani* reste tributaire de la présence des têtards pour sa transmission d'hôte à hôte, sans doute parce que la survie du parasitisme ne nécessite pas une indépendance totale vis-à-vis du milieu aquatique. Il serait intéressant de voir ce qui se passe chez *M. brygoonis* de Madagascar, dont la taxonomie de l'hôte (*Ptychadena mascareniensis*) et l'emplacement très postérieur de l'ovaire chez le Ver vésical laissent présager une adaptation poussée à une déficience hydrique dans le biotope.

Nature du contact hôte-parasite

Il ressort de nos observations et de nos expérimentations que l'âge physiologique du têtard au début du cycle détermine l'option du Polystome pour une maturation rapide ou retardée, sur la branchie ou dans la vessie. L'influence du micro-habitat sur la croissance d'un parasite peut prendre plusieurs voies. Dans le cas qui nous occupe, le contact serait assez intime pour relier l'état physiologique de l'hôte au métabolisme du Ver. La nature biochimique de la relation hôte-parasite dans le modèle Amphibien-Polystome reste cependant à démontrer. Plusieurs phénomènes parlent en sa faveur.

— La stricte spécificité des Vers adultes s'exprime même vis-à-vis d'hôtes taxonomiquement et écologiquement voisins (ex. *P. mangenoti* et *P. baeri* chez *Ptychadena superciliaris* et *maccarthyensis).*

— La spécificité des Polystomes souffre d'exceptions spectaculaires dans le cas d'infestation de têtards juvéniles (MURITH 1979). Ce manquement à la règle pourrait tirer son origine de l'élaboration encore incomplète du système de défense chez les têtards n'ayant pas atteint la prométamorphose (DU PASQUIER et *al.* 1973).

— Dans les cycles spécifiques, le stade physiologique du têtard qui fait hésiter le parasite entre la reconnaissance d'un hôte aquatique ou terrestre correspond à l'entrée du têtard en prométamorphose, c'est-à-dire à la mise en place des premiers éléments biochimiques adultes dans le métabolisme (REGARD 1978).

— La formation des méta-néoténiques sur les branchies des têtards qui atteignent le seuil critique de la prométamorphose montre que le parasite peut évoluer en forme ovigère viable tout en ressentant déjà des inductions d'adaptation à la future vie terrestre de l'hôte. Le passage d'une forme à l'autre du parasitisme ne se fait pas par un blocage brutal des possibilités de survie des néoténiques, mais par la transformation progressive des conditions d'hébergement.

Au vu des connaissances actuelles, le recours aux techniques immunologiques nous paraît indispensable à la poursuite des recherches sur la nature exacte des relations Amphibien-Polystome. Dans un premier temps, nous envisageons d'aborder le problème par le biais biochimique, en testant la réponse du parasite à des perturbations provoquées dans le métabolisme de l'hôte. Une deuxième intervention consisterait à essayer de mettre en évidence une différence antigénique entre les formes parasitaires à option branchiale et vésicale. Le contact direct entre les systèmes biochimiques des deux partenaires serait alors démontré.

Remerciements

Nous exprimons nos vifs remerciements au professeur André Aeschlimann, directeur de l'Institut de zoologie de l'Université de Neuchâtel, au D[r] Claude Vaucher, conservateur au Muséum de Genève, notre directeur de thèse, aux professeurs Claude Combes et Jack Llewellyn, respectivement Directeurs des Instituts de biologie de Perpignan et de Birmingham, qui ont suivi de près les progrès de cette étude et accepté de faire partie du jury de thèse, ainsi qu'au D[r] Jean-Luc Perret, chargé de recherches au Muséum de Genève, qui a bien voulu assumer la détermination et la mise en collection des Amphibiens.

Notre reconnaissance s'adresse également aux institutions suivantes, qui ont apporté une aide matérielle à ce travail: le Fonds national suisse de la recherche scientifique, le Centre suisse de recherches scientifiques en Côte-d'Ivoire et le Muséum d'histoire naturelle de Genève.

Summary

Contribution to the knowledge of the development biology of Polystomes (Monogenea) parasites of anuran amphibians on the Ivory Coast.

— From 1974 to 1978, we studied Polystomes (Monogenea) parasites of anuran amphibians on the Ivory Coast (MURITH 1981). We present here the life cycles of *Metapolystoma cachani* (Gallien, 1956), *Polystoma togoensis* Bourgat, 1977 and *Polystoma perreti* Maeder, 1973, observed in the fields, compared to the host ecology, reproduced, quantified and timed. Our object is to define the biological importance of the branchial and vesical parasitic forms of these species harboured by hosts occupying neighbouring but separated niches.

Furthermore, this choice material for research allows to help resolve some general problems connected with parasite biology.

— *The life cycle adaptation to the host ecology:* the Polystome diversifies itself in a remarkable manner, according to the host biology, and not taxonomy.

— *The enhancement of the survival capacity:* branchial and vesical parasites lay eggs all along the year, each time the host reaches a pond, and some species harboured by host living in hard hydric conditions add a third reproductive modality, the internal life cycle, entirely sheltered by the urinary bladder of the host.

— *The recognition of primitive and more evolved fauna:* adult worms may be constrained to a rapid adaptation, whilst larval stages do not change, the aquatic middle staying unmodified; the morphological affinities between the larval stages lead to consider the aquatic life cycle as primitive and the vesical as an evolution.

— *The nature of host-parasite relationship:* the larval evolutive duality and the adult specificity appear to depend on the physiological age of the host and some works are foreseen to reveal if a direct relationship may exist between the host biochemical system and the parasite biology.

BIBLIOGRAPHIE

BOURGAT, R. — (1977). Etude comparative des Polystomes (Monogènes) de Ranidés (Anoures) du Sud Togo. Description de *Polystoma togoensis* n.sp. *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris,* 449, 312: 447-463.

BOURGAT, R. et SALAMI-CADOUX, M. L. — (1976). Recherches expérimentales sur la spécificité parasitaire des Polystomes de *Bufo regularis, Rana galamensis* et *Hylarana albolabris* au Togo. *Rev. sci. méd. biol. Togo* 1 (3): 41-42.

COMBES, C. — (1967). Corrélations entre les cycles sexuels des Amphibiens Anoures et des Polystomatidae (Monogenea). *C.R. Acad. Sc. Paris* 264: 1051-1052.

— (1968). Biologie, écologie des cycles et biogéographie de Digènes et Monogènes d'Amphibiens dans l'Est des Pyrénées. *Mém. Mus. natn. Hist. nat. Paris* 51:1-195.

— (1974). Relations biologiques de l'hôte. Transmission du parasite chez les Monogènes d'Amphibiens. *Proc. ICOPA III,* G 3: 1.

COMBES, C., BOURGAT, R. et SALAMI-CADOUX, M. L. — (1973). Biologie des Polystomatidae: Le cycle interne direct chez *Eupolystoma alluaudi* (de Beauchamp, 1913). *Z. Parasitenk.* 42: 69 - 75.

— (1976). Valeur adaptative du mode de transmission chez les Polystomatidae (Monogenea). *Bull. Soc. Ecol.* 7 (2): 207-214.

DU PASQUIER, L. et WEISS, N. — (1973). The thymus during the ontogeny of the toad *Xenopus laevis:* growth, membrane-bound immunoglobulins and mixed lymphocyte reaction. *Eur. J. Immunol.* 3 (12): 773-777.

DUPOUY, J. et COMBES, C. — (1977). Existence d'un cycle interne de reproduction chez *Polystoma grassei* Euzet, Combes et Knœpffler, 1966 (Monogenea, Polystomatidae) en Afrique équatoriale. *Ann. Sc. nat.* 19 (4): 397-400.

GALLIEN, L. — (1935). Recherches expérimentales sur le dimorphisme évolutif et la biologie de *Polystoma integerrimum* Fröhl. *Trav. Stat. Zool. Wimereux* 12 (1): 1-181.

— (1956). Deux espèces nouvelles de Polystomes africains. *Bull. Soc. Zool. Fr.* 81 (5-6): 369-374.

LAMOTTE, M. — (1967). Les Batraciens de la région de Gpakobo (Côte-d'Ivoire). *Bull. I.F.A.N.* 29 (1): 218-294.

LAMOTTE, M. et PERRET, J.-L. — (1961). Contribution à l'étude des Batraciens de l'Ouest africain. XI - Formes larvaires de 3 espèces de *Ptychadena: P. maccarthyensis* And., *P. perreti* G. et L. et *P. mascareniensis* D. et B. *Bull. I.F.A.N.* 23 (1): 192-210.

LLEWELLYN, J. — (1965). The Evolution of Parasitic Platyhelminths. *Evolution of Parasites, 3d Symp. Parasitol.*: 47-78.

MAEDER, A.-M. — (1973). Monogènes et Trématodes parasites d'Amphibiens en Côte-d'Ivoire. *Rev. suisse Zool.* 80 (2): 267-322.

MURITH, D. — (1979). Identité des larves de Polystomes (Monogenea) parasites du têtard de *Dicroglossus occipitalis* (Günther) en Côte-d'Ivoire. *Z. Parasitenk.* 59: 187-194.

— (1981). Contribution à l'étude de la systématique des Polystomes (Monogenea), parasites d'Amphibiens anoures de basse Côte-d'Ivoire. *Rev. suisse Zool.*, 88 (2): 475-533.

MURITH, D., VAUCHER, C. et COMBES, C. — (1977). Coexistence de la néoténie et du cycle interne chez un Polystomatidae (Monogenea). *C. R. Acad. Sc. Paris* 284: 187-190.

PAUL, A. A. — (1938). Life-history studies of North-American freshwater Polystomes. *J. Parasitol.* 24 (6): 489-510.

PERRET, J.-L. — (1977). Les *Hylarana* (Amphibiens, Ranidés) du Cameroun. *Rev. suisse Zool.* 84 (4): 841-868.

— (1979). Remarques et mise au point sur quelques espèces de *Ptychadena* (Amphibia, Ranidae). *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.* 102: 5-34.

REGARD, E. — (1978). Cytophysiology of the Amphibian Thyroid Gland through larval Development and Metamorphosis. *Intern. Review of Cytology* 52: 81-118.

SALAMI-CADOUX, M.-L. — (1975). Transmission et Développement du Monogène réno-vésical *Eupolystoma alluaudi* (de Beauchamp, 1913) Euzet et Combes, 1967. *Bull. Soc. Zool. Fr.* 100 (3): 283-292.

— (1978). Les stades larvaires de *Polystoma africanum* Szidat, 1932 (Monogenea, Polystomatidae), parasite de *Bufo regularis* Reuss. *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris* 514, 353: 221-226.

STUNKARD, H. W. — (1959). Induced Gametogenesis in a Monogenetic Trematode, *Polystoma stellai* Vigueras, 1955. *J. Parasitol.* 45 (4): 389-394.

Adresse de l'auteur: Université de Neuchâtel, Institut de Zoologie, CH-2000 Neuchâtel 7.